*Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.*
12[e] Série, 1974, Tome **16**, pp. 119-132.

# RELATIONS ENTRE LE CYCLE REPRODUCTEUR ET LES MUES CHEZ *FOLSOMIA CANDIDA* (COLLEMBOLE ISOTOMIDÉ). APPLICATION A L'ÉTABLISSEMENT D'UNE CHRONOLOGIE RELATIVE DU DÉVELOPPEMENT OVARIEN

**Par Claude PALÉVODY**

*Université Paul-Sabatier, U.E.R. de Biologie expérimentale, Laboratoire d'Entomologie, 118, route de Narbonne, F 31077 Toulouse Cedex.*

### Synopsis.

Chez les femelles parthénogénétiques du Collembole *Folsomia candida*, le cycle reproducteur se déroule sur deux cycles de mue. Les variations de comportement qui se produisent au cours des intermues fournissent les repères d'une chronologie relative de l'ovogenèse. Une telle chronologie implique l'existence de relations physiologiques entre la mue et le fonctionnement ovarien.

### Abstract.

In the parthenogenetic females of the Collembola *Folsomia candida* the reproductive cycle takes place during two consecutive moulting cycles. The comportmental variations which occurs during inter-moult periods gives the marks for a relative chronology of oogenesis. Such a chronology implies the existence of physiological relations between moulting and ovarian functioning.

Chez certaines espèces de Collemboles, les femelles sexuellement mûres sont susceptibles de pondre jusqu'à dix ou douze fois au cours de leur vie. Au cours de chaque cycle reproducteur tous les ovocytes évoluent au même rythme au sein des deux ovaires, de telle sorte que l'étude histologique d'un animal donné renseigne seulement sur une étape précise de l'ovogenèse. La connaissance de l'ensemble des stades suppose l'examen d'un grand nombre d'individus parvenus à divers degrés de maturation ovarienne.

Les essais d'établissement d'une chronologie absolue, basée sur le calcul des durées moyennes des cycles de ponte, nous ont fourni des résultats décevants en raison d'une grande variabilité individuelle. Nous avons donc été conduit à rechercher une méthode permettant de déduire de l'observation d'animaux vivants l'état probable de l'appareil reproducteur à un instant donné.

## *MATÉRIEL ET MÉTHODES*

Les observations sont menées sur ***Folsomia candida*** (Willem), Collembole parthénogénétique (Goto, 1960) dont les élevages ne renferment que des individus femelles.

### a) *Pratique des élevages.*

Nous utilisons à la fois des élevages collectifs et des élevages individuels.

Les élevages collectifs de plusieurs centaines d'individus sont maintenus dans des récipients de verre à fond de plâtre mêlé à du charbon de bois pulvérisé. Des blocs de charbon de bois fournissent des abris fréquentés au moment des mues ou des pontes.

Pour les élevages individuels, des logettes hémisphériques de 10 à 15 mm de diamètre sont directement creusées dans un parallélépipède de plâtre noirci comme précédemment et mesurant environ $100 \times 35 \times 18$ mm pour trois logettes. Chaque nid individuel est obturé par un opercule de verre. Les prismes de plâtre sont disposés en batteries sur des boites en plastique de faible profondeur, dont le fond est garni de mousse de polystyrène maintenue très humide. Ce dispositif permet un examen rapide de chaque individu sous la loupe binoculaire.

Récipients collectifs et batteries de logettes sont maintenus à 15 °C en atmosphère saturée d'humidité et à l'obscurité. La nourriture est apportée sous forme d'une poudre de feuilles de céréales déshydratées; de telles poudres sont vendues dans le commerce comme compléments diététiques. Cet aliment, suffisamment attractif, assure une bonne fécondité et ne nécessite pas d'adjonction de produits antifongiques, à condition de faire des apports fréquents et de faible volume. Enfin sa couleur vert sombre présente l'avantage d'être bien visible par transparence dans le tube digestif des individus alimentés.

Les animaux placés en élevage individuel proviennent soit d'œufs isolés quelques jours après la ponte, soit de femelles prélevées dans les élevages de masse. L'examen quotidien de chaque femelle permet de noter l'état de l'intestin moyen (vide ou plein), les dates d'exuviation (la cuticule rejetée est aisément repérable) et les dates de ponte.

### b) *Etude histologique.*

Le contrôle de l'état des divers organes est effectué : *1°* sur coupes histologiques classiques après fixation au Carnoy ou au Duboscq-Brasil et colorations diverses (azan, trichrome de Prenant, Mann-Dominici) ; 2° sur tissus fixés par le mélange paraformaldéhyde-glutaraldéhyde, puis par le tétroxyde d'osmium, inclus en épon-araldite et observés, soit en coupes semi-fines, soit en microscopie électronique.

## *RÉSULTATS*

### *Succession des mues au cours d'un cycle reproducteur.*

#### *1°* Les cycles de ponte.

Dans les conditions de nos élevages, les pontes surviennent en moyenne tous les 16 ou 17 jours. Une même femelle est susceptible de suivre ce rythme de ponte pendant plus de 6 mois, produisant au total plus de 300 œufs. Mais cette durée moyenne des cycles recouvre, en fait, une variabilité individuelle importante (fig. 1) et elle peut varier de 12 à 21 jours sans qu'il y ait eu modification apparente des facteurs externes.

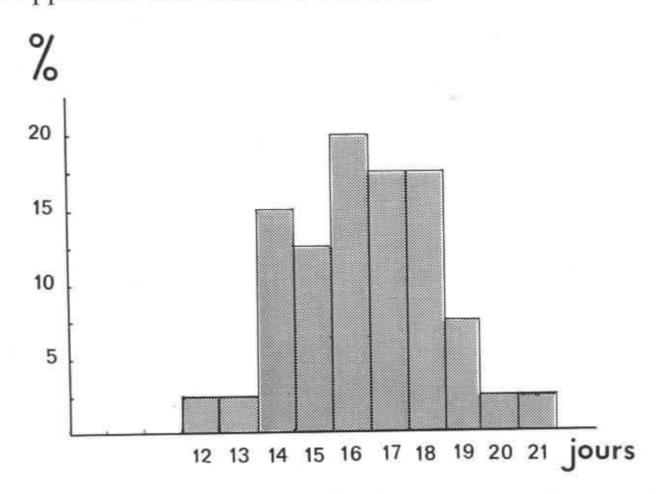



FIG. 1. — *Variation des durées des intervalles de ponte pour des Insectes placés dans des conditions d'environnement identiques.*

FIG. 1. — *Variations in the duration of egg-laying intervals for insects placed under identical environmental conditions.*

#### *2°* Les cycles de mue.

Le phénomène de mue entraîne à la fois le renouvellement cuticulaire et le renouvellement de l'épithélium du mésentéron.

*a)* ***Périodicité des mues.*** — Les mues se produisent en moyenne tous les 8 à 9 jours. Il est important de noter que, chez une femelle sexuellement mûre, *une mue sur deux est suivie par une ponte;* en général, il ne s'écoule pas plus de 24 heures entre l'exuviation et la fin de la ponte.

On est ainsi amené à distinguer dans l'établissement des diagrammes

(fig. 2 *A*) deux types de mues qui alternent : les mues « stériles » notées *M1* et les mues « fertiles » notées *M2*. Choisissant comme origine le jour d'une mue fertile, on constate que la mue suivante, stérile, intervient entre le 5e et le 11e jour, puis une nouvelle mue fertile se produit entre le 12e et le 20e jour.

Compte tenu de cette distinction entre deux types de mues, nous avons calculé, d'après l'observation de 80 cas, la durée moyenne des intermues

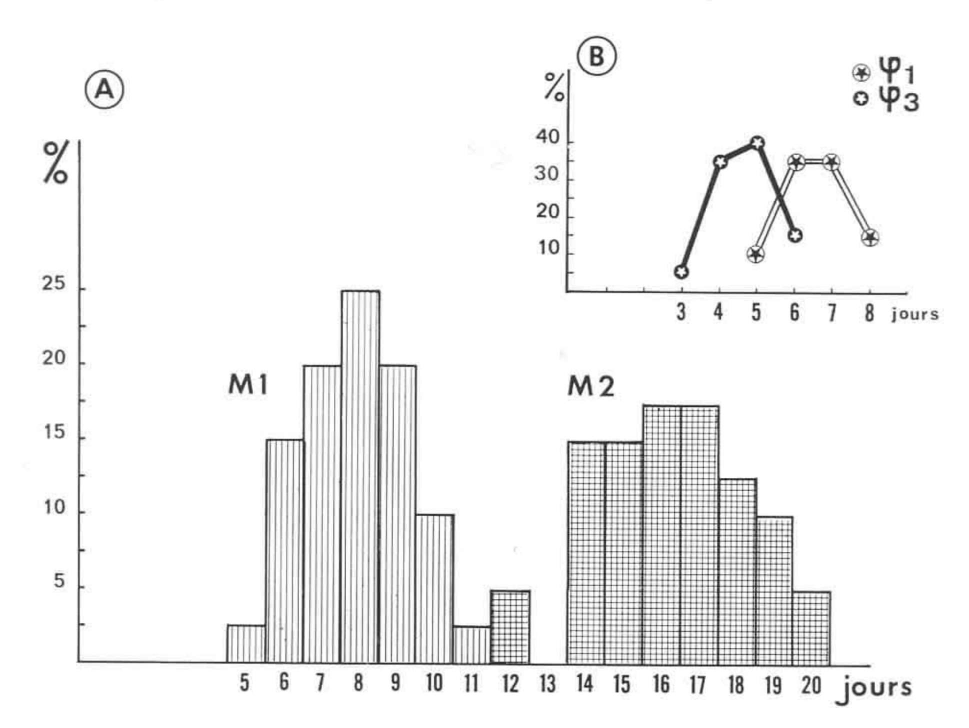



Fig. 2. — *Comparaison des deux mues intervenant au cours d'un cycle de ponte.*

*A*. Répartition des durées de la première intermue *(M1)* et de la seconde *(M2)*. On a pris pour origine le jour de la mue *M2* du cycle précédent; *B*. Durées des phases alimentaires au cours de la première intermue *(φ1)* et de la deuxième intermue *(φ3)*.

Fig. 2. — *Comparison of two moultings which interfere with a reproductive cycle.*

*A*. Distribution of the duration of the first *(M1)* and second *(M2)* inter-moult period. The *M2*-moulting of the precedent reproductive cycle is used for origin; *B*. Duration of the alimentary phasis within the first *(φ1)* and the second *(φ3)* inter-moult period.

conduisant respectivement à *M1* et à *M2*. Nous obtenons pour la première intermue *(M2-M1)* 7,9 jours et pour la seconde *(M1-M2)* 8,6 jours. L'allongement relatif de la seconde intermue est peu important, cependant on l'observe assez régulièrement dans les diagrammes individuels (fig. 3 *B*).

*b) **La mue intestinale.*** — Chaque exuviation est précédée du renouvellement par mitoses de l'épithélium de l'intestin moyen; les cellules nouvellement formées croissent et différencient une bordure de villosités apicales; les cellules anciennes, chargées de concrétions sphériques, sont rejetées dans la lumière centrale où elles dégénèrent. Ce phénomène joue un rôle important dans l'excrétion.

### 3° Variations de l'activité alimentaire au cours d'un cycle reproducteur : le cycle A.J.E.P.

L'examen quotidien d'animaux élevés isolément permet de constater que deux facteurs sont susceptibles de provoquer le jeûne : la mue et la ponte.

*a) **Jeûne accompagnant la mue.*** — Environ 24 à 36 heures avant l'exuviation l'Insecte cesse de s'alimenter; cette période correspond au renouvellement et à la différenciation de l'épithélium mésentérique. L'alimentation ne reprend que quelques heures (6 heures environ) après la mue, ce qui donne au total environ 48 heures de jeûne par mue.

Ainsi chaque intermue comprend une période d'alimentation suivie d'une période de jeûne. La comparaison des durées des phases alimentaires de chacune des deux intermues d'un cycle reproducteur (fig. 2 *B*) souligne nettement la prédominance de la seconde sur la première.

*b) **Jeûne accompagnant la ponte.*** — Dans la plupart des cas l'Insecte prêt à pondre ou en cours de ponte ne s'alimente pas. Pourtant l'intestin moyen est apte à fonctionner puisqu'il peut exceptionnellement renfermer un bol alimentaire plus ou moins volumineux chez des femelles en cours de ponte. En général, il n'y a donc pas de reprise de l'alimentation entre la fin de la seconde mue *(M2)* et la fin de l'oviposition.

*c) **Définition du*** **cycle A.J.E.P.** (fig. 3 *A*). — Au cours d'un cycle reproducteur dont nous fixons l'origine à la fin d'une ponte supposée d'ordre *n*, on peut définir cinq phases successives :

— phase alimentaire (notée φ*1*), d'une durée de 3 à 6 jours;
— phase de jeûne (φ2) : dure de 1 à 2 jours et se termine quelques heures après l'exuviation *M1*;
    *(fin de la première intermue)*
— phase alimentaire (φ3) : dure de 5 à 8 jours;
— phase de jeûne (φ4) : dure de 1 à 2 jours et se termine au moment de l'exuviation *M2;*
    *(fin de la seconde intermue)*
— phase de jeûne (φ5) (exceptionnellement alimentation partielle) :

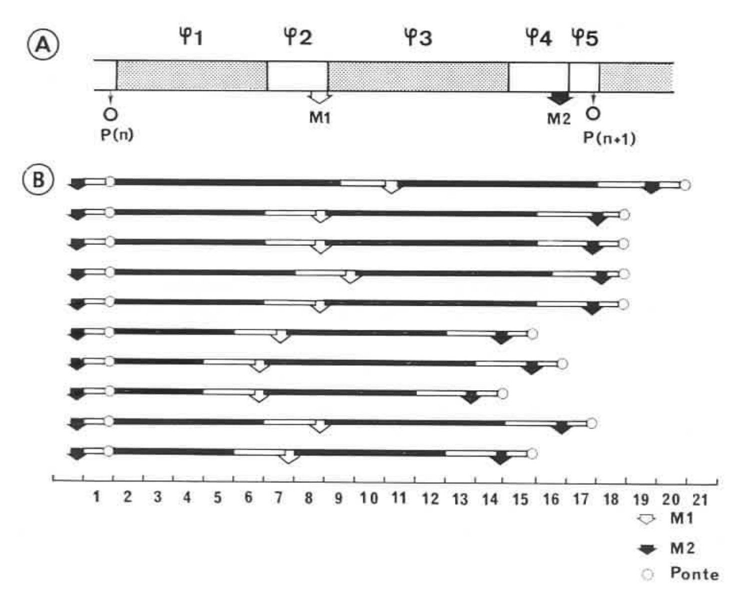



FIG. 3. — *Le « cycle A.J.E.P. »*.

*A*. Cycle établi d'après les durées moyennes des phases. Partant d'une ponte d'ordre *n* [$P_{(n)}$], on observe successivement : une phase alimentaire *(φ1)*, une phase de jeûne *(φ2)* qui se termine après la mue *M1*. Puis une nouvelle phase d'alimentation *(φ3)*, suivie par le jeûne *(φ4)*, conduit à la mue *M2*. Enfin une phase pendant laquelle la femelle ne s'alimente généralement pas *(φ5)* aboutit à l'oviposition d'ordre *n + 1* [$P_{(n+1)}$]; *B*. Variations individuelles : cycles réellement observés sur des individus isolés soumis à des conditions de milieu identiques.

FIG. 3. — *The « cycle A.J.E.P. »*.

*A*. Cycle established from the mean duration of divers phasis. From an egg-laying of the n-order *(*$P_{(n)}$*)*, it can be observed successively : an alimentary phase *(φ1)*, a fasting phase *(φ2)* which ends after the *M1*-moult. Then a new alimentary phase *(φ3)* followed by a fasting *(φ4)* leads to the *M2*-moult. At last, a phase during which the female is generaly fasting *(φ5)* leads to the *(n + 1)*-order oviposition *(*$P_{(n+1)}$*)* ; *B*. Individual variations : cycles actually observed on isolated individual submitted to identical living conditions.

dure de 12 à 24 heures et se termine après l'oviposition (ponte d'ordre *n+1*). La durée de l'oviposition proprement dite est fonction du nombre d'œufs émis, elle se prolonge généralement plusieurs heures.

En conclusion, les cinq phases ainsi délimitées permettent d'établir une chronologie du cycle de ponte faisant intervenir des phénomènes repérables sur l'animal vivant : alimentation, jeûne, exuviation et ponte. Cette séquence de cinq phases nous servira désormais de référence et nous la désignerons en abrégé par l'expression *cycle A.J.E.P.* (initiales des critères de référence).

La figure 3 *A* représente un cycle A.J.E.P. établi d'après les durées moyennes des différentes phases; mais l'intérêt d'un tel mode de représentation réside surtout dans l'établissement de diagrammes individuels (fig. 3 *B*).

## II. — *Evolution du corps gras et de l'ovaire au cours d'un cycle A.J.E.P.*

Utilisant la chronologie du cycle reproducteur que nous venons d'établir, nous chercherons à préciser par l'histologie les étapes de l'évolution du corps gras et de l'ovaire.

### *1°* **Le corps gras.**

Chez *F. candida* le corps gras est constitué : *a)* d'une couche pariétale accolée au tégument latéral et ventral; *b)* d'une masse allongée ou couche viscérale s'étendant, dorsalement à l'ovaire, du mésothorax à la région postérieure de l'abdomen.

Pour l'étude des variations histologiques du corps gras nous nous référons à des sections transversales de l'abdomen systématiquement choisies au niveau du germarium (fig. 4 et 5).

A l'origine d'un cycle, les réserves sont pratiquement inexistantes. Au cours de la première phase d'alimentation ($\varphi 1$) le corps gras emmagasine des réserves lipidiques ainsi que du glycogène et des granules protéiques; il atteint son maximum de développement à la phase 2. Pendant la phase 3 et malgré une alimentation continue, les réserves subissent une réduction lente et progressive qui se poursuit au cours de la phase 4. En fin de phase 5 le corps gras est extrêmement réduit.

Cette évolution s'explique si on la compare à celle que subit parallèlement l'ovaire.

### *2°* **L'ovaire.**

Nous avons établi antérieurement (Palévody, 1971) la succession des stades de l'ovogenèse. Rappelons que le stade 1 se déroule entièrement dans le germarium et que, partant des ovogonies, on aboutit à la constitution de groupes isogéniques de 8 cellules comprenant 1 ovocyte accompagné de 7 trophocytes. Le stade 2 correspond à la migration des groupes isogéniques du germarium au vitellarium. Au stade 3 on assiste à la prévitellogenèse des ovocytes et au développement des trophocytes (endomitoses). Le stade 4 représente la vitellogenèse et, enfin, le stade 5 voit la mise en place de la membrane vitelline. Puis la ponte survient qui vide totalement le vitellarium.

Les corrélations entre cycle A.J.E.P. et cycle ovarien peuvent être précisées par l'étude histologique de femelles suivies quotidiennement.

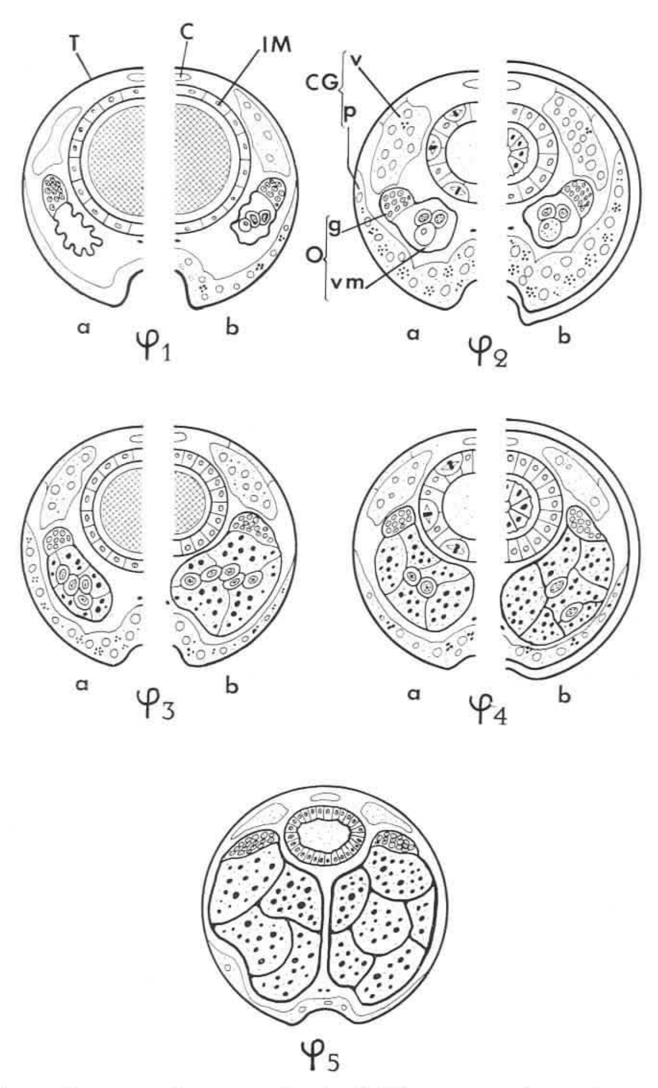



Fig. 4. — *Schémas de coupes transversales de l'abdomen au niveau du germarium, montrant l'évolution de divers organes au cours d'un « cycle A.J.E.P. ».* Les moitiés *a* et *b* figurent respectivement le début et la fin d'une phase.

*C*, tube cardiaque; *CG*, corps gras (*P*, couche pariétale; *V*, couche viscérale); *IM*, intestin moyen renfermant le bol alimentaire (hachures) ou l'ancien épithélium en cours de dégénérescence; *O*, ovaire (*G*, germarium; *Vm*, vitellarium); *T*, tégument, les cellules épidermiques n'ont pas été figurées.

Fig. 4. — *Transverse schematic sections of abdomen at the level of germarium showing the evolution of various organs during a « cycle A.J.E.P. ».*

*a* and *b* parts picture respectively the beginning and the end of a phase. *C*, heart; *CG*, fat body (*P*, parietal layer; *V*, visceral layer); *IM*, midgut containing the alimentary bolus (cross-hatching) or the degenerative former epithelium; *O*, ovary; (*G*, germarium; *Vm*, vitellarium); *T*, integument, the epidermic cells are not pictured.

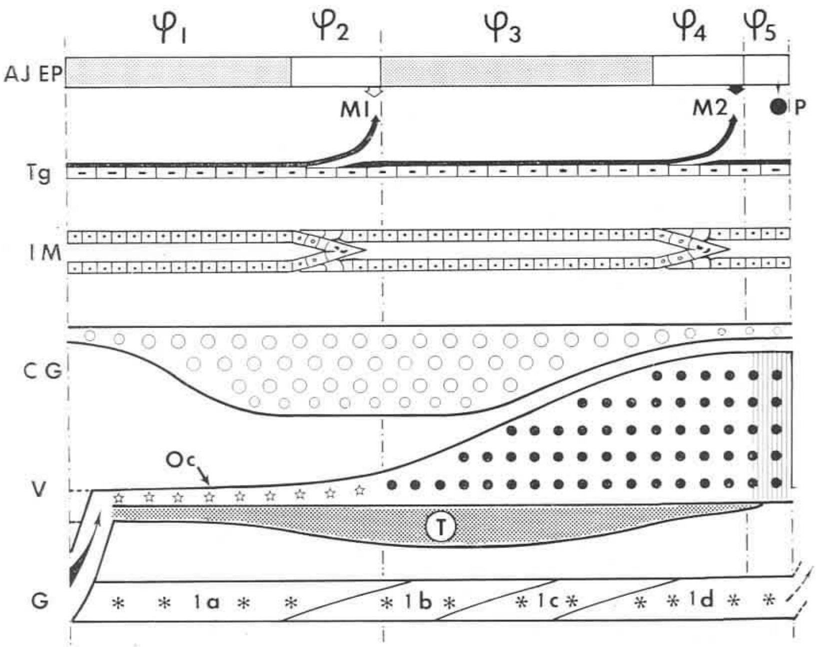



Fig. 5. — *Diagramme de l'évolution de divers organes au cours d'un cycle A.J.E.P.*

De haut en bas :

*A.J.E.P.* : déroulement d'un cycle établi comme à la figure 3 A.

*Tg* : tégument qui subit deux renouvellements cuticulaires par cycle.

*IM* : intestin moyen; en grisé, bol alimentaire (*φ1* et *φ3*). Renouvellement de l'épithélium en φ2 et φ4. φ5 : jeûne précédant l'oviposition (*P*).

*CG* : corps gras, atteint son maximum de développement à la fin de *φ1*. Régresse surtout au cours de φ4 et φ5.

La partie inférieure représente l'ovaire : *V*, vitellarium; *G*, germarium.

Au début de *φ1*, ovocytes et trophocytes passent du germarium au vitellarium (flèche ascendante). Les ovocytes (*Oc*) subissent d'abord un accroissement cytoplasmique (étoiles) puis, à partir de *φ3*, la vitellogenèse (points noirs). En φ5, la membrane vitelline est constituée (hachures).

Les trophocytes (*T*) passent par une phase d'accroissement puis disparaissent totalement au cours de φ5.

Enfin, dans le germarium, la génération suivante se met en place : *1a*, multiplication des ovogonies; *1b*, prophases méiotiques intéressant toutes les cellules des groupes isogéniques; *1c*, différenciation des ovocytes et des trophocytes; *1d*, stockage.

Fig. 5. — *Diagram of the evolution of divers organs during a « cycle A.J.E.P. ».*

Reading downward :

*A.J.E.P.*, cycle established as in figure 3 *A*.

*Tg*, integument which undergoes two cuticular renewings per cycle.

*IM*, midgut; shaded area pictures the alimentary bolus (*φ1* and φ3). Renewing of the epithelium in φ2 and φ4. φ5 shows fasting period preceding oviposition (*P*).

*CG*, fat body which reaches its maximum enlargement at the end of *φ1* and lowers principaly during φ4 and φ5 phases.

The inferior part of the diagram represents the ovary (*V*, vitellarium; *G*, germarium).

At the beginning of *φ1*, oocytes and trophocytes go from germarium to vitellarium (upward arrow). The oocytes are at once undergoing cytoplasmic increase (stars), then, from *φ3*, vitellogenesis takes place (black dotting). In φ5 the vitellin membrane is marked (cross-hatching).

*T*, trophocytes which undergo a growing phase then totaly disappear during φ5.

Finally, the next generation takes place in the germarium : *1a*, multiplication of oogonia; *1b*, meiotic prophase undergoing in each individual cell of isogenic groups; *1c*, differentiation of oocytes and trophocytes; *1d*, storage.

Les résultats sont les suivants (fig. 4 et 5) :

A la fin d'une période d'oviposition (origine d'un cycle) le vitellarium est totalement vide (fig. 4, φ*1a*) et se présente sous forme d'un sac plissé. Le germarium renferme, outre les ovogonies, des groupes isogéniques différenciés mais non encore évolutifs, prêts à passer dans le vitellarium.

*Phase 1.* — Le début de la première phase d'alimentation correspond au stade 2 de l'ovaire (fig. 5 *G*, flèche). Au cours de φ1, les ovogonies du germarium subissent des mitoses (fig. 5 *G, 1a*), tandis que dans le vitellarium la fin de la migration (stade 2) est suivie par l'accroissement cytoplasmique des ovocytes (stade 3) (fig. 4, φ *1b* et fig. 5, *V*).

*Phase 2.* — Jeûne lié à la première mue. Dans le germarium, les cellules indifférenciées des premiers groupes isogéniques issus des ovogonies subissent un début de prophase méiotique (fig. 5, *1b*). Dans le vitellarium les ovocytes sont en fin de prévitellogenèse.

Peu de temps avant l'exuviation (fig. 4, φ*2b*) on décèle en microscopie électronique les premiers granules protéiques du vitellus : début du stade 4 de l'ovaire. Par contre, si l'on se réfère uniquement à des observations en microscopie photonique, on admettra que la vitellogenèse commence un peu plus tard, soit au début de φ*3*.

*Phase 3.* — Phase d'alimentation de la seconde intermue. Dans le germarium on observe encore de nombreuses figures de prophase méiotique; en outre, dans les groupes isogéniques les plus anciennement formés commence la différenciation entre trophocytes et ovocytes (fig. 5, *1c*).

Dans le vitellarium, la vitellogenèse se poursuit et les trophocytes atteignent leur volume maximum (fig. 4, φ*3a* et *b*). Peu avant la fin de φ*3* les formations décrites sous le nom de *noyaux accessoires* apparaissent dans les ovocytes (Palévody, 1972).

*Phase 4.* — Jeûne précédant la seconde mue (fig. 4, φ*4a* et *b*). Le germarium entre dans la phase finale de son évolution : ovocytes et trophocytes différenciés restent bloqués jusqu'au début du cycle ovarien suivant (fig. 5, *1d*). Dans les ovocytes du vitellarium, la fin de la vitellogenèse et la mise en place progressive de la membrane vitelline se déroulent simultanément. Les trophocytes sont en régression, mais ils n'ont pas encore disparu quand survient la mue *M2* (fig. 4, φ*4b*).

*Phase 5.* — Bien qu'en période d'intermue, l'intestin moyen est généralement vide et de diamètre réduit. Les ovaires atteignent leur développement maximum (fig. 4, φ*5*). Chaque ovocyte est revêtu d'une membrane vitelline (il ne se forme pas de véritable chorion). Les trophocytes ont totalement disparu. Le germarium se trouve comprimé par le vitellarium distendu. Au moment de la ponte, les noyaux des ovocytes mûrs ont repris leur activité méiotique, ils sont en métaphase I.

La phase 5 se termine par l'oviposition qui est le plus souvent complète; cependant, il arrive qu'un ou deux œufs ne soient pas expulsés, ils sont alors résorbés par les cellules pariétales du vitellarium au cours de la première phase du cycle ovarien suivant.

## DISCUSSION

### Fiabilité de la méthode du cycle A.J.E.P. dans l'étude chronologique du développement ovarien.

Le problème posé par l'établissement d'une chronologie relative est essentiellement d'ordre pratique : il s'agit de déduire, de l'observation d'aspects ou de comportements de la femelle étudiée, des indications aussi précises que possible sur l'état des ovaires à un instant donné. La chronologie relative que nous venons de décrire (cycle A.J.E.P.) pour l'espèce *F. candida* répond de façon assez satisfaisante aux exigences pratiques. Les cinq phases qu'elle permet de délimiter dans le déroulement de l'ovogenèse (10 phases même si l'on tient compte de l'évolution dans le germarium) atténuent les imprécisions dues à la variabilité individuelle. Une incertitude subsiste cependant dans les vitesses de déroulement des phases 1 et 3 (périodes d'alimentation), mais sans cumul possible des erreurs sur chacune de ces deux phases; en effet, l'intervention de la mue *M1* situe avec précision le début de la vitellogenèse, quelle qu'ait été la durée des stades précédents.

L'utilisation du cycle A.J.E.P. permet d'obtenir des résultats beaucoup plus homogènes que ceux de l'emploi d'une chronologie absolue basée sur la durée moyenne d'un cycle reproducteur; les images histologiques non conformes aux prévisions sont rares (sans doute inférieures à 10 % des animaux étudiés si l'élevage est correctement entretenu) et sont le plus souvent le fait d'individus dont les tissus présentent un aspect pathologique.

L'existence d'une telle chronologie vient s'ajouter aux caractéristiques avantageuses déjà connues de l'espèce *F. candida* et que nous pouvons résumer comme suit :

— parthénogenèse thélytoque continue qui supprime les perturbations pouvant résulter des incertitudes de l'accouplement et annule les difficultés dues à la reconnaissance des sexes sur le vivant (éventuellement : stabilité génétique);

— adaptation naturelle au milieu cavernicole qui se traduit par des possibilités d'élevage dans un environnement stable (température, humidité, éclairement).

Par contre, la taille réduite des individus rend difficiles les interventions expérimentales.

### Implications physiologiques du cycle A.J.E.P.

L'intérêt pratique du cycle chronologique précédemment décrit repose, en fait, sur les relations étroites qui semblent exister entre cycles de mue et cycle reproducteur; ces relations supposent-elles la mise en œuvre de mécanismes physiologiques communs (ou interdépendants) ? Doit-on penser, au contraire, que nous avons affaire à un parallélisme fortuit entre deux évolutions cycliques indépendantes, le synchronisme n'étant réalisé que par le choix heureux de la température d'élevage par exemple ?

Nous tenterons de répondre à ces questions en envisageant séparément les deux moments essentiels du cycle A.J.E.P. : mue *M1* et début de la vitellogenèse d'une part, mue *M2* et ponte d'autre part.

a) *Rapports entre la première mue d'un cycle reproducteur et le début de la vitellogenèse.*

L'examen de coupes histologiques de femelles de *F. candida* élevées à 10 °C et fixées soit au hasard, soit en fonction d'une chronologie absolue, montre que le début de la vitellogenèse n'est jamais associé à des images de prémue. On peut en conclure que, même à 10 °C, le dépôt du vitellus ne commence pas au cours de la première intermue, mais uniquement après une mue correspondant à *M1*.

Chez les Hypogastruridés, THIBAUD (1970) observe des rapports moins constants entre la ponte et les mues, bien qu'il admette l'existence de relations entre les deux phénomènes, surtout en ce qui concerne l'allongement de l'intermue contemporaine de la vitellogenèse.

Chez *Tomocerus minor* et *Isotoma viridis*, JOOSSE et VELTKAMP (1970) notent l'intervention régulière de 2 mues par cycle de ponte (situation apparemment très voisine de celle de *F. candida*). L'absence d'étude histologique ne permet pas de situer le début de la vitellogenèse, cependant une expérience citée par ces auteurs nous semble particulièrement intéressante. Le fait d'imposer à un élevage un jeûne de 7 jours provoque par la suite une synchronisation des mues : les pontes surviennent au cours de la seconde intermue qui suit le jeûne imposé. Nous avons ici encore l'exemple d'une synchronisation précise du cycle reproducteur sur les cycles de mues. L'on peut supposer que le déclenchement de la vitellogenèse est subordonné à la fois à la reconstitution des réserves du corps gras épuisées pendant le jeûne et à l'intervention d'une mue (de type *M1*) dont le rôle reste à préciser. Pour ce qui est des relations entre le corps gras et l'ovaire, on sait qu'elles impliquent chez les Ptérygotes des facteurs endocrines (ADAMS et NELSON, 1969) qui sont encore inconnus chez les Collemboles, bien que l'existence des corps allates soit certaine (CASSAGNAU et JUBERTHIE, 1967). En ce qui concerne les relations entre la mue et la vitellogenèse, elles ont été étudiées chez d'autres Arthropodes.

WATSON (1964) observe chez le Thysanoure *Thermobia domestica* la présence régulière d'une mue au milieu de chaque cycle de ponte; il établit,

en outre, que le dépôt du vitellus s'effectue à partir de l'exuviation (un accouplement éventuel modifie ultérieurement le déroulement de la vitellogenèse). Chez *Machilis burgundiae* (BITSCH, 1967), où il se produit également une alternance de mues et de pontes, l'exuviation se situe environ au tiers de la durée d'un cycle reproducteur. Les observations sur les Crustacés fournissent des résultats différents suivant les groupes. Nous retiendrons le fait que chez l'Amphipode *Orchestia gammarella* (BLANCHET, 1972), où l'hormone de mue ne semble pas intervenir directement dans le déclenchement de la vitellogenèse, l'intervention d'une exuviation paraît néanmoins nécessaire au déroulement d'une nouvelle phase de vitellogenèse. Nous retrouvons ici une situation qui rappelle celle de la mue *M1* du cycle reproducteur de *F. candida*.

b) *Relations entre la seconde mue du cycle reproducteur et la ponte.*

L'association régulière d'une exuviation et de l'oviposition, telle que nous la rencontrons chez *F. candida* (relation *M2-P*), ne semble pas se produire chez tous les Collemboles. Ainsi chez les Hypogastruridés (THIBAUD, 1970) la ponte survient au milieu de l'intermue, soit en période d'alimentation, soit au début du jeûne précédant la mue. De même, cette seconde mue n'a pas d'homologue chez les Thysanoures.

Par contre, on peut effectuer une comparaison avec le cas de certains Crustacés. Ainsi, chez *Idotea balthica* (REIDENBACH, 1971), exuviation et vitellogenèse sont étroitement associées et l'on peut provoquer à la fois une mue accélérée et une maturation hâtive des ovocytes par injection d'ecdysone. Cette situation est à rapprocher du cas de la mue *M2* qui intervient dans la période finale de la maturation des ovocytes.

Ainsi, les deux types de mues observées chez *F. candida* au cours du cycle reproducteur se retrouvent chez d'autres Arthropodes, mais ne sont pas nécessairement associés.

## *RÉSUMÉ*

Chez le Collembole parthénogénétique *Folsomia candida* il est possible d'établir une chronologie relative du cycle reproducteur en se basant sur des critères comportementaux étroitement liés à la physiologie et aisément repérables sur l'insecte vivant; on note pour chaque femelle la succession des périodes d'alimentation et de jeûne ainsi que les mues et les pontes. Ces critères permettent de déterminer, parallèlement à chaque cycle ovarien, une séquence comportementale désignée par l'expression abrégée « cycle A.J.E.P. ». Ce cycle se déroule sur deux intermues et comprend cinq phases correspondant chacune à une étape précise du développement ovarien. La même chronologie s'applique à l'étude des variations cycliques des réserves du corps gras. Au-delà de son aspect pratique cette chronologie révèle l'existence, entre la mue et la reproduction, de relations physiologiques qui sont envisagées dans la discussion.

*SUMMARY*

***Relations between reproductive cycle and moulting in* Folsomia candida *(Collembola : Isotomidae). Application to establishment of a relative chronology of ovarian development.***

In the parthenogenetic Collembola *Folsomia candida* a relative chronology of the reproductive cycle can be established. This chronology is based on comportmental criteria closely connected with physiology and clearly marked on the living insect; for each individual female, the succession of periods for alimentation, fasting and also moulting and oviposition are noted. With this criteria we can determine, running parallely with each ovarian cycle, a comportmental sequence called by the french abbreviation « cycle A.J.E.P. ». This cycle takes place during two consecutive intermoulting periods and includes five phases, each corresponding to an exact stage of the ovarian development. The same chronology applies to the study of cyclic variations of the stores in the fat body. Beyond its practical aspect, this chronology reveals the existence, between moulting and reproduction, of physiological relations which are envisaged in the discussion.

BIBLIOGRAPHIE

Adams (T. S.) et Nelson (D. R.), 1969. — Effect of corpus allatum and ovaries on amount of pupal and adult fat body in the housefly *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.*, *15*, 1729-1747.

Bitsch (J.), 1967. — Le cycle de ponte chez les Machilides (Insecta Thysanura). *C. R. Acad. Sci.* (Paris), *264*, 257-260.

Blanchet (M. F.), 1972. — Effets sur la mue et sur la vitellogenèse de la β-ecdysone introduite aux étapes A et D2 du cycle d'intermue chez *Orchestia gammarella*. Comparaison avec les effets de la β- et de l'α-ecdysone aux autres étapes de l'intermue. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), *274*, 3015-3018.

Cassagnau (P.) et Juberthie (Ch.), 1967. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. *I*. Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, *103*, 178-222.

Feustel (H.), 1958. — Untersuchungen über die Exkretion bei Collembolen (Ein Beitrag zur Exkretion bei Arthropoden). *Z. wiss. Zool.*, *161*, 209-238.

Goto (H. E.), 1960. — Facultative parthenogenesis in Collembola. *Nature* (G. B.), *4754*, 958.

Joose (E. N. G.) et Veltkamp (E.), 1970. — Some aspects of growth, moulting and reproduction in five species of surface-dwelling Collembola. *Neth. J. Zool.*, *20*, 315-328.

Noble-Nesbitt (J.), 1965. — The regenerative cycle in the midgut epithelium of *Podura aquatica* L. (Collembola Poduridae) and a possible mode of excretion. *Proc. 12th. Int. Congr. Ent. London*, 1964, *131*.

Palévody (C.), 1971. — L'ovogenèse chez les Collemboles. Structure et évolution de l'ovaire. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 272, 3165-3168. — 1972. Présence de noyaux accessoires dans l'ovocyte du Collembole *Folsomia candida* (Insecte Aptérygote). *Ibidem*, *274*, 3258-3261.

Reidenbach (J. M.), 1971. — Action d'une ecdysone de synthèse sur la mue et le fonctionnement ovarien chez le Crustacé isopode *Idotea balthica*. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), *273*, 1614-1617.

Thibaud (J. M.), 1970. — Biologie et écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. (Thèse) *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, *61*, 83-201.

Watson (J. A. L.), 1964. — Moulting and reproduction in the adult firebat *Thermobia domestica* (Packard) (Thysanura, Lepismatidae). *II*. The reproductive cycles. *J. Insect Physiol.*, *10*, 399-408.